

EVOLUTION DER AMEISEN

NIGOLAS KUSNEZOV

INSTITUTO « MIGUEL LILLO » TUCUMAN, ARGENTINIEN

In meinem Vortrag will ich vor allem einige Ideen über den Beitrag der Ameisenforschung für den Aufbau der Theorie der Evolution des Lebens darlegen. Das soll eher eine Stellung des Problems bedeuten, nicht aber eine Exposition der schon erworbenen Ergebnisse der Forschung. Meine Absicht ist dabei, der sozusagen organischen Verbindung unserer Wissenschaft mit den Notwendigkeiten des Lebens im allgemeinen, und der internationalen Zusammenarbeit in dieser Richtung beizutragen.

Was bedeutet eigentlich das Wort Evolution?

Es gibt keine bis jetzt weit verbreitete Idee, die Evolution mit der Phylogenetik zu identifizieren. Diese Auffassung ist, z.B., in der im Jahre 1959 erschienen Arbeit von deutschen Botaniker W. Zimmermann ausdrücklich betont. Mehrere der Evolution gewidmeten Arbeiten begrenzen sich mit dem Studium der phyletischen Abstammung der systematischen Einheiten und streben nach der Feststellung der phyletischen Verhältnisse zwischen den Organismen.

Das ist aber nicht ganz korrekt. Das Wort Evolution bezieht sich auf das *Leben* und auf alle seine Singularitäten. Die Evolution ist nicht nur Phylogenie, nicht nur «das Werden der Organismen», nicht nur «l'évolution des êtres vivants», sondern etwas mehr kompliziertes. Das ist vielmehr «das Werden des Lebens» in der ganzen realen Mannigfaltigkeit seiner konkreten Erscheinungen.

Was ist doch das Leben?

Man kann sagen, dass das Leben momentan durch alle gleichzeitig lebenden Organismen vertreten ist und als eine der nacheinanderfolgenden Etappen der fortschreitenden Entwicklung des kontinuierlichen historischen Vorganges aufzufassen ist.

Es gibt keine voneinander scharf getrennten Organismen, sondern alle Organismen stehen miteinander in direkten oder indirekten wechselseitigen Beziehungen und bilden mehr oder weniger komplizierte, hierarchisch geordnete und als solche evolutionisierende Systeme. Das Leben als ein Ganzes stellt dabei ein funktionelles System höchsten Ranges dar.

In der globalen Funktion des Lebens können wir zwei verschiedene Gruppen der natürlichen Vorgänge unterscheiden, und zwar, einerseits die sozusagen normale, physiologische « Routine », und andererseits den evolutiven Wechsel. Alle übrigen Lebenserscheinungen, darunter die morphologischen Strukturen, sind als Hilfselemente der Funktion aufzufassen.

In dem evolutiven Wechsel können wir auch verschiedene Fazetten unterscheiden.

Das sind:

1. die ontogenetische Entwicklung (Ontogenie der Organismen),
2. Phylogenie,
3. die Entwicklung der Pflanzen- und Tiergemeinschaften (bi-soziale Evolution),
4. die Entwicklung der menschlichen Gesellschaft (soziale Evolution).

Die Idee der funktionellen Einheit des Lebens erlaubt uns, die im Grunde aller dieser Erscheinungen liegenden allgemeinen Gesetze der Evolution zu suchen.

Die Aufgaben der Forschung der Evolution:

Im allgemeinen, wenn man über die Evolution nachdenkt, meint man die Phylogenie. Dabei wird bis jetzt die empirische Rekonstruktion des tatsächlichen Verlaufes des historischen Vorganges als eine der wichtigsten Aufgaben der evolutiven Forschungen betrachtet.

Es gibt auch andere Richtungen: einerseits das Studium der *gegenwärtigen evolutiven Mechanismen*, sowohl organismischen (Genetik), wie auch superorganismischen oder biosozialen (Ökologie), und andererseits die Forschungen, die der *allgemeinen und speziellen Gesetzmässigkeiten* der Evolution zustreben.

Die historischen Quellen dieser Richtungen liegen in der Epoche von Ch. DARWIN. Ihre Entwicklung aber zeigt uns eine bestimmte Reihenfolge. Der Prozess beginnt mit der Entwicklung der Phylogenetik kurz nach dem Ch. DARWIN die Beweise der Evolution der Arten gegeben hat, d.h. vor mehr als Einhundert Jahren, dann schliesst

sich die Genetik an, später reift die theoretische Auffassung der oekologischen Verhältnisse und schliesslich kommt die, durch alle anderen Studien vorbereitete Forschung zu den natürlichen Gesetzen der Evolution.

Die empirische Rekonstruktion der Phylogenie auf Grund der neontologischen und palaeontologischen Angaben spielt bis jetzt eine grosse Rolle in den Studien der Evolution, bleibt aber immer mehr oder weniger hypothetisch und niemals ganz sicher, speziell in ihren Einzelheiten. Die notwendigen verfügbaren Unterlagen reichen nicht dazu aus, um die Möglichkeit der eindeutigen Auffassungen zu schaffen. Die palaeontologischen Angaben sind immer unausreichend und die sogar in diesem Sinne besser erforschten Gruppen geben uns keinen festen Anlass, um die « phylogenetischen Bäume » mit der wissenschaftlich annehmbaren Genauigkeit und Sicherheit konstruieren zu können.

Die morphologischen Strukturen lassen verschiedene Deutungen zu, wobei es praktisch kein Mittel gibt um alle solche Deutungen nachzuprüfen. Die anscheinend primitiven Strukturen können eventuell auch sekundär sein.

Deshalb, wenn sogar eine anscheinend kontinuierliche Serie von evolutiven Wechseln vorliegt, bleibt es nicht ganz klar, in welcher Richtung der wirkliche Prozess vor sich gegangen ist.

Eine noch grössere Verwirrung bietet uns die Tatsache, dass jeder Organismus eine eigentümliche Kombination der primitiveren und sekundären Eigenschaften darstellt, so, dass es ganz unmöglich wird, seine genaue Stellung in dem phylogenetischen System festzustellen. Bei den Ameisen schliesst sich der Sexualdimorphismus als ein noch mehr komplizierender Umstand an.

Bestenfalls können wir die phyletische Entwicklung nur auf sehr begrenzten Strecken verfolgen.

Man kann sogar behaupten, dass je mehr empirische Daten zur Verfügung stehen, desto grösser die Unsicherheit unserer Interpretationen wird.

Mit Bezug auf die Phylogenie der Ameisen haben wir die Ideen von A. FOREL, C. EMERY, W. M. WHEELER, später auch von B. D. W. MORLEY und W. L. BROWN.

Alle Autoren sind darüber einig, dass die Unterfamilie *Ponerinae* die geologisch älteste ist, und dass alle übrigen Unterfamilien von den *Ponerinen* sich abgezweigt haben.

Aber, sogar diese Idee kann nicht ohne weiteres angenommen werden. Die *Ponerinen* sind als soziale Ameisen wirklich verhältnismässig primitiv, zeigen aber in mehreren Fällen eine weit fortgeschrittene Evolution der morphologischen Strukturen (wie z.B. die Differenzierung der abdominalen Segmente, speziell bei *Discothyrea*, *Proceratium*, *Sysphincta*, die Reduktion und Umbildung der Maxillar- und Labialtaster usw.). Die Tatsache selbst, dass die Tergite und Sternite der zwei ersten abdominalen Segmente fest verwachsen sind, macht die Ableitung anderer Unterfamilien von den *Ponerinen* höchst unwahrscheinlich.

Im Gegenteil, sind die im Sinne der sozialen Zusammenhänge viel höher entwickelten *Formicinen* morphologisch weniger spezialisiert und z. B. zeichnet sich der Differenzierungsgrad der abdominalen Segmente durch sein Primitivismus, wie auch die Form der Maxillar und Labialtaster, mit den bzw. 6 und 4 Gliedern bei solchen Gattungen wie *Camponotus* oder *Formica*.

Es scheint mehr plausibel alle Unterfamilien als mehr oder weniger parallele Entwicklungslinien zu betrachten, deren gemeinsamen phyletischen Wurzeln ganz unbekannt bleiben.

Aber auch in diesem Fall bleibt die Frage offen, wie man die Unterfamilie *Cerapachyinae* betrachten soll.

Diese Unterfamilie ist deutlich heterogen, kann nicht von den Unterfamilien *Ponerinae*, *Myrmicinae* und *Dorylinae* scharf abgegrenzt werden und zeichnet sich sowohl durch ihren biosozialen Primitivismus, wie auch in mehreren Fällen durch einen hohen Grad der morphologischen Differenzierung aus. Die äusseren Grenzen der *Cerapachyinen* sind ziemlich undeutlich, weil in diesem Fall die im allgemeinen gültigen morphologischen Kriterien, darunter die Eigenschaften der Artikulation des Thorax mit dem Abdomen versagen.

Die folgenden Gattungen nehmen an der Zusammensetzung der Unterfamilie *Cerapachyinae* teil: *Cerapachys*, *Eusphinctus*, *Phyracces*, *Lioponera*, *Simopone*, *Acanthostichus*, *Dorylozelus*, *Cylindromyrmex*, *Sphinctomyrmex*. Nach meiner persönlichen Erfahrung sollen auch die Gattungen *Metapone*, *Melissotarsus*, *Rhopalomastix* und *Lepatanilloides* in diese Unterfamilie eingegliedert werden.

Die phylogenetischen Verhältnisse zwischen den Gattungen bleiben aber ganz unsicher und wir haben kein Mittel um diese Frage klar zu stellen. Alles das, was wir behaupten können, sind: 1) das grosse geologische Alter der Unterfamilie *Cerapachyinae*, (darüber

spricht u.a. die diskontinuierliche Verbreitung und die verhältnismässig grössere Bedeutung der Unterfamilie in Australien); 2) die wenig fortgeschrittene biosoziale Entwicklung (die Kolonien sind im allgemeinen klein), 3) bisweilen eine sehr weit fortgeschrittene Evolution der morphologischen Strukturen (z.B. die 6-gliedrigen Antennen und die vollkommen reduzierten Suturen des Thorax bei der Arbeiterin von *Melissotarus*) und 4) der niedrige Anpassungsgrad an die gegenwärtigen Lebensverhältnisse (im allgemeinen sind die Ameisen selten und niemals Dominante).

Die Möglichkeit einer eindeutigen phylogenetischen Auffassung scheint aber praktisch ausgeschlossen.

Wir dürfen aber diesen Umstand nicht besonders bedauern.

Eine empirisch begründete Rekonstruktion der Vergangenheit kann uns bestenfalls nur eine Auskunft über den möglichen Ablauf des historischen Vorganges geben, aber sonst nichts mehr. Die Auskunft, welche eventuell akademisch interessant sein kann, gibt aber keine Orientierung in den gegenwärtigen Verhältnissen und keine Idee von der Natur der wirkenden Faktoren der Evolution.

Es scheint deshalb zweckmässig, auf solche Forschungen zu verzichten und unsere Tätigkeit in eine andere Richtung zu lenken.

Wir sind alle Teilnehmer in dem globalen Prozess der Evolution. Die ganze Menschheit braucht eine gut begründete und nachgeprüfte wissenschaftliche Theorie als Orientierungsmittel, um ihre praktischen Probleme zu lösen, und unsere Wissenschaft ist ihrerseits schon reif genug, um den Aufbau der Theorie der Evolution des Lebens auf Grund aller bis jetzt akkumulierten empirischen Erfahrung unternehmen zu können.

Die Ameisen als *soziale Insekten* bieten uns die einzige Möglichkeit (samt Termiten und Bienen), für die Erforschung der Evolution auf dem *superorganismischen Niveau*, d.h. die Evolution der intra- und interspezifischen Gemeinschaften (die biosoziale Evolution). Der Reichtum an verschiedenartig gestalteten und sich auf den verschiedenen Stufen der evolutiven Entwicklung befindenden Lebensformen erlaubt uns, bei korrekter Interpretation der Tatsachen, zu den allgemeinen Gesetzmässigkeiten der biosozialen Evolution zu kommen. Das würde schon an und für sich wichtig sein; aber die Entdeckung solcher natürlichen Gesetze hat eine noch grössere Bedeutung, weil wir, wenn diese Gesetze wirklich allgemein sind — (das hängt gewissermassen auch von der Formulierung selbst ab), — sie an die spe-

zifischen Verhältnissen von *Homo sapiens* projektieren zu können und damit den Umbau der Soziologie auf den echt wissenschaftlichen Grundlagen und ohne Einnischung der spekulativen Philosophie zu fördern.

Es ist keine Phantasie und keine Wiederholung der Ideen des vorigen Jahrhunderts. Wir *vergleichen nicht* die empirischen Tatsachen des tierischen und menschlichen (das war der Fehler im vorigen Jahrhundert) Lebens, weil diese Tatsachen *qualitativ* sehr verschieden sind, ziehen aber alle möglichen konzeptuellen Schlüsse aus der Mannigfaltigkeit der singulären Erscheinungen des Ameisenlebens, um, eventuell, diese Schlüsse bei der wissenschaftlichen Auffassung des menschlichen Lebens ausnutzen zu können. Diese Arbeit ist schon im Gange und mein letzter Beitrag in diesem Sinne ist der Theorie des Friedens gewidmet.

In diesem Vortrag kann ich natürlich nicht Rahmen der Biologie überschreiten. Ich will nur betonen, dass die Forschung des sozialen Lebens der Ameisen in seiner evolutiven Perspektive einen Punkt des Kontaktes zwischen der Biosoziologie und menschlichen Soziologie darstellen kann, und die Ameisenforschung selbst in Zusammenhang mit den praktischen Notwendigkeiten des menschlichen Lebens stellt.

Es gibt keine reine und keine angewandte Wissenschaft, sondern eine einzige Wissenschaft, deren theoretischen Konzepte immer anwendbar sind.

Jetzt möchte ich einige Beispiele der Auffassung der Evolution der Ameisenlebens auf kurzen aber beweisbaren phyletischen Strecken geben.

Die Art und Weise der Betrachtung ist nicht ganz neu. Schon im Jahre 1912 hat C. EMERY das Problem der Evolution in einer ziemlich ähnlichen Form in seiner Arbeit über den Wanderzug der Steppen- und Wüstenameisen von Zentral-Asien nach Süd Europa und Nord-Afrika angegriffen.

I. Wir können mit den eurasiatischen Ameisen beginnen, weil diese den anwesenden Kollegen besser bekannt sind.

Es handelt sich um die Gruppe, deren Verhältnisse in dem folgenden Schema dargestellt sind.

	Primitivere	<i>Cataglyphis</i>	Fortgeschrittenere	<i>Cataglyphis</i>
<i>Proformica</i>		<i>cursor</i>		<i>bicolor</i> ,
		<i>pallidus</i>		<i>albicans</i> ,
				<i>bombycinus</i>

Primitivere <i>Formica</i>	Fortgeschrittenere <i>Formica</i>
<i>fusca</i>	<i>exsecta</i>
<i>picea</i>	<i>rufa</i>
<i>rufibarbis</i>	<i>sanguinea</i>
	<i>Polyergus</i>

Wir können nichts bestimmtes über den Ort und den Zeitpunkt der Entstehung der Arten und Gattungen, über den Ausgangspunkt der gegabelten Linie, sowie über die wirklichen Migrationsrouten sagen. Die phylogenetische Geschichte bleibt in ihren Einzelheiten ganz unsicher. Es ist aber ganz klar, dass es sich hier um zwei verschiedenen Richtungen der Evolution handelt, jedesmal mit deutlichen sozusagen « pseudooorthogenetischen » Tendenzen.

Die Linie *Proformica-Cataglyphis* endet mit den hoch spezialisierten, in der Wüste lebenden schnellaufenden Jaegerameisen, mit verschiedenen Formen der Anpassung an die Hitze und an die starke Sonnenbestrahlung: hellere Färbung bei *Cataglyphis pallidus* aus den Sandwüsten Mittelasiens, das vertikal nach oben gehobene Abdomen bei *C. bicolor* und *C. albicans*, sehr feine und dichte weisse Pubeszenz bei *C. bombycinus*. Alle diese Anpassungen mildern die Effekte der Bestrahlung, so dass sogar bei der sehr schnellen Bewegung die Gefahr der Überhitzung beseitigt wird.

Die Linie *Proformica-Formica* führt ihrerseits zu den an die Lebensverhältnisse in schattigen Wäldern der gemässigten Zone gut angepassten Ameisenarten. Die Gattung *Polyergus* ist als eine seitliche Abzweigung dieser letzten Linie aufzufassen.

Die Geschichte dieser Gruppe scheint kompliziert. Darüber spricht u.a. eine fossile, durch W. M. WHEELER als *Formica* beschriebene und abgebildete Ameise aus dem baltischen Bernstein, welche aber morphologisch mehr an eine *Cataglyphis*-Art erinnert.

Der Gabelungspunkt liegt vermutlich zwischen *Proformica* und primitiveren *Formica*-Arten, weil bei *Proformica* sind die Tasterglieder im Vergleich mit dem primitiven, fast nicht differenzierten Zustand schon ein wenig spezialisiert und zwar in der Richtung, welche zu dem hochspezialisierten Zustand von *Cataglyphis* führt.

I. Gehen wir jetzt nach Süd-Amerika über, wo es keine *Cataglyphis* und *Formica* gibt, und die Unterfamilie *Formicinae* überhaupt sehr ärmlich vertreten ist.

Wir finden dort die an die Verhältnisse der Wüste gut angepassten Jaegerameisen, welche einen markanten bionomischen Parallelismus der Gattung *Cataglyphis* aufweisen, aber zu der Unterfamilie *Dolichoderinae* gehören. Das bedeutet, dass eine und dieselbe spezialisierte Lebensform in diesen zwei Fällen sich auf Grund der verschiedenen phyletischen Wurzeln entwickelt hat.

Das Schema der evolutiven Entwicklung sieht folgenderweise aus:

Iridomyrmex

Araucomyrmex

weniger fortgeschrittene *Dorymyrmex* (Untergattung *Ammomyrma*),

mehr fortgeschrittene *Dorymyrmex* (Untergattungen *Dorymyrmex* s. str. und *Psammomyrma*),

Spinomyrma.

Der gut ausgeprägte Sexualdimorphismus der Flügeladerung, welcher im allgemeinen bei den Ameisen eine sehr seltene Erscheinung darstellt, beweist, dass es sich hier wirklich um eine und dieselbe *Entwicklungslinie* handelt, nicht aber um eine willkürliche Serie der morphologischen Strukturen.

Iridomyrmex ist eine weit verbreitete politropische Gattung, welche sich in Australien besonders stark differenziert und in Süd Amerika nur durch wenige mesophile und thermophile Arten vertreten ist.

Araucomyrmex schliesst sich morphologisch an *Iridomyrmex* an und stellt einen ersten Schritt im Prozess der progressiven Anpassung an die Verhältnisse der Wüste dar. Die zwei Arten von *Araucomyrmex* dringen noch nicht in die Wüste selbst, und leben in einer weniger ariden Umgebung von Chile, wie auch im westlichen und südlichen Patagonien. Auf der Breite von Mendoza (ungefähr 33° südl. Br.) findet man *Araucomyrmex* erst in der Nähe von « Puente de Inca », nicht weit von dem Pass über die Hauptkette der Anden in einer Höhe von ungefähr 2500 Metern über dem Meeresspiegel, wo die Bodenoberfläche im Winter durch den Schnee regelmässig bedeckt wird, während östlich, wo es keinen Schnee gibt und die Niederschlagsmenge gering ist, auch auf den grösseren Höhen die Vertreter der mehr xerophilen Gattungen *Dorymyrmex* und *Spinomyrma* leben.

Durch die Art *Dorymyrmex* (*Ammomyrma*) *baeri* André, welche zu der hochandinen (ab 3000 M. ü. d. Meeresspiegel) xerophilen Fauna gehört, steht *Araucomyrmex* mit *Dorymyrmex* (*Ammomyrma*) in Verbindung. Unter den Untergattungen von *Dorymyrmex* hat *Ammomyrma* ein mehr ausgedehntes Areal, und kommt nicht nur in der ariden Zone Argentiniens vor, sondern wurde auch im paraguayischen und bolivianischen Chaco und auch in den interandinen bolivianischen Tälern (Cochabamba ca. 2600 M. ü. d. Meeresspiegel) gefunden. Die Arten der Untergattung *Dorymyrmex* s. str. findet man sowohl in den Wüsten und Halbwüsten Nordpatagoniens, wie auch im ariden Hochgebirge des norwestlichen Argentiniens bis auf wenigstens 4000 Meter über dem Meeresspiegel, während die Untergattung *Psammomyrma* nur in der Sandwüste lebt und niemals mehr als 3000 M. Höhe erreicht. *Spinomyrma* wurde bis jetzt nur in den Wüsten Argentiniens gefunden.

Dorymyrmex und *Spinomyrma* sind als verhältnismässig moderne Gattungen aufzufassen. Sie fehlen in Chile, gehören aber zu Dominanten in den Wüsten und Halbwüsten Argentiniens. Ihre grosse Anpassungsfähigkeit an die natürlichen Verhältnisse der ariden Umgebung macht die Möglichkeit ihres sekundären Aussterbens in Chile höchst unwahrscheinlich, und die chilenische Ameisenfauna unterscheidet sich im allgemeinen durch ihre relative Primitivität.

Im Vergleich mit *Cataglyphis* scheint die Linie *Araucomyrmex-Dorymyrmex-Spinomyrma* als Jaegerameisen weniger spezialisiert, während die eben erwähnten Anpassungen von *Cataglyphis* höchstens in einer inzipienten Form bemerkbar sind (z. B. der Brauch, das Abdomen nach oben zu heben).

Wie die Gattung *Cataglyphis* im Norden, stellt die Linie *Araucomyrmex-Dorymyrmex-Spinomyrma* eine singuläre Form der «Eroberung der Wüste» durch die Ameisen dar, wobei sich eine und dieselbe spezialisierte Lebensform (schnell laufende Jaegerameisen) entwickelt hat, deren phyletische Wurzeln und deren Spezialisierungsgrad aber verschieden sind. Man kann nicht diesen letzten Unterschied einfach durch das verhältnismässig kleinere geologische Alter der südamerikanischen Wüsten erklären, weil diese Wüsten zweifellos auch sehr alt sind.

III. Die phyletischen Verhältnisse der pilzzüchtenden Ameisen, welche einen besonderen Tribus *Attini* bilden, sowie ihre Verwandtschaftsbeziehungen mit anderen Gruppen bleiben unsicher. Das ist

eine rein amerikanische Gruppe, welche sicher in Süd Amerika entstanden und nur sekundär nach Nord Amerika eingedrungen ist. Auch in anderen Weltteilen haben die *Attinen* keine Verwandten. Die Gattung *Proatta* (Singapore, Sumatra) erinnert nur äusserlich an gewisse *Attinen* (Arbeiterin an *Mycocepurus* oder *Mycetarotes*, Weibchen mehr an *Trachymyrmex*), hat aber mit den echten *Attinen* nichts zu tun (vgl. z. B. die Flügeladerung!).

Alle Gattungen, sogar die primitivsten, sind Pilzzüchter, und nur die sozialparasitische *Pseudoatta* stellt in diesem Sinne eine Ausnahme dar.

Das folgende Schema gibt eine vermutliche Idee über die evolutive Entwicklung der *Attinen*.

I *Palaeoattini* (Männchen mit langen fadenförmigen Antennen).

Mycocepurus

Myrmicocrypta

Apterostigma.

II *Neoattini* (Männchen mit «verweiblichtem» Antennentypus).

A. Weniger fortgeschrittene *Neoattini*.

Mycetarotes,

Mycetophylax

Cyphomyrmex

Mycetosoritis

Paramycetophylax

B. Mehr fortgeschrittene *Neoattini*

Trachymyrmex (? *Sericomyrmex*).

C. Am höchsten evolutionierte *Neoattini*

Acromyrmex —————→ *Pseudoatta*

Atta

Die *Palaeoattini* sind alle insgesamt kleine mesophile und thermophile Ameisen, welche kleine Kolonien bilden, die in den Tropen häufiger sind; und nirgendwo als Dominante hervortreten; ihr Benehmen mit Bezug auf äussere Störungen ist fast gänzlich indifferent; sie kommen nicht im nearktischen Amerika vor.

Die weniger fortgeschrittene *Neoattini* sind meistens mesophil, aber teilweise xerophil (*Mycetophylax*, *Paramycetophylax*), und sind sowohl in den Tropen, wie auch zum Teil in den aussertropischen Gebieten heimisch (in USA - *Cyphomyrmex* und *Mycetosoritis*).

Die Arbeiterinnen, wenn gestört, stellen sich tot, wobei diese Reaktion in der Gattung *Cyphomyrmex* besonders stark ausgeprägt ist. Die Ameisen bleiben während einer Zeit vollkommen unbeweglich mit nach unten gekrümmten und am Leib anliegenden Extremitäten. Die Körpergrösse ist immer klein und die Arbeiterinnen sind monomorph.

Mit der Gattung *Trachymyrmex* beginnt die Zunahme der individuellen Grösse, aber die Arbeiterinnen sind noch monomorph und unterscheiden sich wenig von dem Weibchen. In der Gattung *Acromyrmex* findet man schon sowohl eine weitere Zunahme der Körpergrösse, wie auch eine gewisse Variabilität der Arbeiterinnen, wobei die grösseren Arbeiterinnen ungefähr so gross wie das Weibchen sind, während bei *Atta* der Polymorphismus der Arbeiterkaste schon sehr gut ausgeprägt ist. Die Arbeitsteilung steht mit der progressiven Entwicklung des Polymorphismus im Zusammenhang. Die grössten Arbeiterinnen von *Atta* sind in echte « Soldaten » umgewandelt. Sie arbeiten nicht, weder in dem Nest noch ausserhalb, bleiben im Innern und erscheinen auf der Bodenoberfläche erst dann, wenn das Nest gestört wird. Obgleich sie keinen wirksamen Stachel haben und nur ihre Mandibeln benutzen können, benehmen sie sich als sehr zähe Verteidiger der Kolonie. Dabei sei noch zu bemerken, dass sie nicht in Massen, sondern anscheinend vereinzelt handeln, obgleich man « hinter » einer solchen anscheinend vollkommen individuellen Handlungsweise das Interesse der Kolonie herausfühlen kann. Das ist das, was ich « sekundären Individualismus » nenne, als Gegenteil des « primären Individualismus » der *Ponerinen*.

Das äusserlich individualistische Benehmen verbirgt in der Wirklichkeit die soziale Funktion des Individuums.

Oekologisch sind die Arten von *Trachymyrmex* mesophil, während in den Gattungen *Acromyrmex* und *Atta* man sowohl mesophile, wie auch xerophile, oder oekologisch polyvalente Arten findet.

Gegenwärtig sind *Acromyrmex* im äusertropischen Süd Amerika und *Atta* in den Tropen besonders stark differenziert. Im Gebirge erreichen die Arten von *Acromyrmex* die Höhengrenze der *Attinen*: ca. 3700 M. über dem Meeresspiegel im Norwestargentinien.

Auf Grund aller vorhandenen Tatsachen kann man schliessen, dass die *Attinen* ihre evolutive Entwicklung in der feuchten tropischen Umgebung begonnen haben, und dass ihre Evolution auch gegen

wärtig in den feuchten Tropen besonders intensiv vor sich geht. Die Vertreter einer und derselben Lebensform und gleichzeitig einer und derselben phyletischen Linie greifen zu den verfügbaren Möglichkeiten ihrer weiteren Entwicklung über, und auf diese Weise geht die fortschreitende Vervollkommnung der Lebensform selbst vor sich.

Die Marksteine der Vervollkommnung sind dabei:

- 1) die Zunahme der individuellen Körpergrösse,
- 2) die progressive Entwicklung des Polimorphismus, sowie der Arbeitsteilung,
- 3) die progressive Differenzierung des Nestbaues,
- 4) die Differenzierung der individuellen Reaktionen,
- 5) die Tendenz zur Erweiterung der Verbreitungsareale, wobei die Habitats mit mehr oder weniger ungünstigen Lebensverhältnissen progressiv erobert werden.

Die Eroberung der Wüste hat schon durch die verhältnismässig primitive *Mycetophylax* begonnen. Die tief im Boden gelegenen Nestkammern halten die für den Pilz notwendige Feuchtigkeit fest, und die Ameisen können sogar in einer sehr ariden Umgebung gedeihen. Die Arten von *Mycetarotes* sind mesophil. Unter den Arten der Gattung *Cyphomyrmex* besiedelt nur die oekologisch polyvalente *Cyphomyrmex rimosus*, auch als eine ziemlich häufige Art die semiariden Ebenen vom West Chaco.

Die Gattung *Acromyrmex* hat in der Eroberung der Wüste viel grösseren Erfolg errungen, so dass die zwei oekologisch polyvalenten Arten, *A. lobicornis* Emery und *A. striatus* Rog. sowohl die polare, wie auch die altitudinalen Grenzen der *Attinen* erreicht haben.

Im Gegenteil, steht in diesem Sinne die am höchsten entwickelte Gattung *Atta* weit zurück. Zwar kommt eine Art von *Atta* sogar in der extrem ariden Umgebung von La Rioja vor, erreicht aber nicht weder die polare Gränze der *Attinen* im Süden, noch ihre Höhengrenze in den Anden. Diesen Umstand kann man nur durch das verhältnismässig jüngere Alter der Gattung *Atta* erklären. Diese Gattung entstand sicher in den feuchten Tropen und hatte noch nicht genug Zeit gehabt, um ihr Areal in einer mit der Gattung *Acromyrmex* vergleichbaren Form erweitern zu können. Einen weiteren Beweis des jüngeren Alters von *Atta* gibt uns die Tatsache, dass die einzige unter den *Attinen* sozialparasitischen Gattung *Pseudoatta* sowohl phyletisch, wie auch bionomisch im Zusammenhang mit *Acromyrmex* steht. Die

Entstehung der sozialparasitischen Ameisen, als eine statistisch wenig wahrscheinlichen Erscheinung brauchte viel Zeit, um sich realisieren zu können.

Die Tatsache, dass die *Attinen* in Chile fehlen ist auch sehr wichtig, und zwar als ein Beweis, dass sie östlich von den Anden entstanden sind. Die Möglichkeit ihres Aussterben in Chile scheint ganz ausgeschlossen, weil die *Attinen* sich durch ihre grosse Anpassungsfähigkeit auszeichnen und in den Grenzen ihres Areals häufig und sozusagen landschaftsbildend sind.

IV. Die phyletische Linie, welche in der Gattung *Pogonomyrmex* endet, ist ausschliesslich amerikanisch, und hat keine zweifelhafte Verwandtschaftsbeziehungen mit anderen Linien.

In der evolutiven Entwicklung kann man drei Etappen unterscheiden, welche durch die folgenden Gattungen vertreten sind.

Hylomyrma
Ephebomyrmex
Pogonomyrmex.

Hylomyrma ist nur durch wenige, verhältnismässig seltene mesophile Arten vertreten, welche in den humiden Tropen von Süd Amerika gefunden werden sind. Die Ameisen sind klein, bilden kleine Kolonien und leben im Boden. Ihre Lebensweise bleibt unbekannt.

Ephebomyrmex vertritt schon eine bestimmte Lebensform als Ernteamise, und ist in diesem Fall als eine der Anfangsstadien der progressiven Ausbildung dieser spezialisierten Lebensform aufzufassen.

Die Gattung hat zwei voneinander getrennte Teilareale mit voneinander getrennten Artengruppen: einerseits im West Patagonien und Süd Chile (die Gruppe *Ephebomyrmex angustus* mit drei Arten), und andererseits ein viel grösseres Areal, welches sich von Argentinien im Süden durch die Tropen bis Haiti und SW USA erstreckt (die Gruppe *Ephebomyrmex naegelii* mit acht Arten, darunter zwei endemische Arten auf Haiti).

In der Gattung *Pogonomyrmex* erreicht dieselbe Lebensform eine weitere Stufe ihrer Spezialisierung. Alle *Pogonomyrmex* sind im Boden lebende Ameisen, welche sich am besten an die Lebensbedingungen der offenen Gelände, und zwar in den ariden und semiariden Gebieten angepasst haben. Es gibt in diesem Fall auch zwei Areale mit voneinander verschiedenen Artengruppen: einerseits in Argentinien, speziell in den semiariden und ariden Regionen, darunter in Ostpatagonien, und andererseits im Sw. von USA.

Die Areale einzelner Arten sind im allgemeinen mehr oder weniger scharf begrenzt, so dass, z.B., Argentinien und Nord Amerika keine einzige gemeinsame Art besitzen. Auch im Rahmen einzelner Kontinente sind die Areale der Mehrzahl der Arten gewöhnlich ziemlich eng begrenzt, obgleich solche Arten als Dominante vorkommen können. So, z. B., überschreitet *Pogonomyrmex badius* in USA in der westlichen Richtung den Fluss Mississippi nicht. In Argentinien sind die faunistischen Komplexe in den Provinzen von Buenos Aires und Mendoza so verschieden, dass es nur eine gemeinsame Art - *P. inermis* gibt, während die quantitativ dominanten Arten verschieden sind. *Pogonomyrmex laticeps* ist sehr gewöhnlich, aber nur in einem sehr begrenzten Areal in den Provinzen von Salta und Catamarca.

Es gibt eine klare Korrelation zwischen den ökologischen Eigenschaften der drei obengenannten Gattungen und ihrer Lage im System, in der Form, dass die weniger evolutionierten Gattungen (*Hylomyrma*, *Ephebomyrma*) noch in der mehr oder weniger feuchten Umgebung leben, während die mehr fortgeschrittenen Arten der Gattung *Pogonomyrma* zum grössten Teil in den trockenen, sogar wüsten Landchaften sehr typische faunistische Elemente darstellen (z.B. in Patagonien).

Daraus kann man schliessen, dass im Laufe ihrer Evolution die Vertreter dieser phyletischen Linie von der mehr oder weniger feuchten Umgebung in die trockenen Regionen, bis einschliesslich in die wüstenartigen Gebiete übergegangen sind.

Die phyletischen Wurzeln dieser Gruppe sind unzweifelhaft in Amerika zu suchen und höchstwahrscheinlich im äquatorialen Teil von Süd America, wo gegenwärtig die primitivste Gattung *Hylomyrma* lebt, während sowohl *Ephebomyrma* wie auch *Pogonomyrma* gänzlich fehlen.

Vom Anfang an hat die Gruppe in ihrer Evolution eine einseitige Richtung genommen und als ihr Ergebnis nur eine einzige spezialisierte Lebensform entwickelt, und zwar die der samensammelnden Ameisen.

Als Vertreter dieser Lebensform sind sogar die in diesem Sinne mehr evolutionierten Arten der Gattung *Pogonomyrma* im Vergleich mit der eurasiatischen Gattung *Messor* und der nordamerikanischen Gattung *Veromessor* weniger fortgeschritten.

V. Die südamerikanischen Vertreter der Gruppe zu der die Gattung *Pheidole* gehört, können folgenderweise in eine Reihe geordnet werden:

Elasmopheidole

Pheidole

Eriopheidole

Bruchomyrma.

Das ist aber keine phyletische Linie in strengem Sinne des Wortes, sondern vielmehr ein Schema der Nacheinanderfolge der vermutlichen Etappen der Entwicklung.

Elasmopheidole ist rein neotropisch und besonders für den ausser-tropischen Teil von Süd Amerika typisch (23°-40° Südl. Br.). Nach der Flügeläderung steht sie ein wenig niedriger in dem System im Vergleich mit *Pheidole*. Alle Arten sind, soweit bekannt, verhältnismässig wenig fortgeschrittene Ernteameisen. Ihre Kolonien sind immer klein.

Die Gattung *Pheidole* ist im allgemeinen sehr weit über die tropischen und subtropischen Gebiete der Welt verbreitet und die wissenschaftliche Auffassung der Tatsachen benötigt dringend eine die ganze Welt umfassende Revision. In Süd Amerika zeigen verschiedene Arten und Artengruppen eine ziemlich weitgehende adaptive Radiation, wobei es an der Seite der bionomisch nicht spezialisierten mesophilen Arten, auch die Vertreter der wohl ausgebildeten, spezialisierten Lebensformen gibt, und speziell, einerseits die schnell laufenden Jaegerameisen und Ernteameisen der mehr oder weniger offenen Gelände und andererseits die auf den Bäumen lebenden Ameisen.

Eriopheidole und *Bruchomyrma* sind bis jetzt nur in Argentinien gefundene sozialparasitische Ameisen; die erste Gattung ist morphologisch « normal », die letztere mit gewissen Zügen der morphologischen « Degeneration ». Beide leben in den Kolonien von *Pheidole*-Arten und sind als sekundäre Erscheinungen aufzufassen.

VI. Die Gruppe zu der die Gattung *Solenopsis* gehört und welche ihre Vertreter in der ganzen Welt hat, hat unzweifelhaft in Süd Amerika das Hauptzentrum ihrer evolutiven Entwicklung, so das das Vorkommen verschiedener *Solenopsis*-Arten in anderen Weltteilen mit einem hohen Grad der Wahrscheinlichkeit als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Diese ganze Gruppe benötigt eine gründliche und die ganze Welt umfassende Revision, um etwas zusammenhängendes über die wahrscheinliche Evolution sagen zu können.

Die vermutliche evolutive Reihe der mehr repräsentativen Gattungen der südamerikanischen Fauna sieht folgenderweise aus:

a) die morphologisch im Vergleich mit *Solenopsis* weniger fortgeschrittenen Gattungen, welche man als « experimentelle » Gruppen betrachten kann. und zwar:

Synsolenopsis (eine eigentümliche Kombination der *Pheidole*- und *Solenopsis*-ähnlichen Merkmale; - wenige und ziemlich seltene Arten im aussertropischen Süd-Amerika);

Oedaleocerus (mehr *Solenopsis*-artige Ameisen mit primitiveren männlichen Strukturen; hauptsächlich aride Zone Argentinens);

Die Verteilung des spezialisierten Lebensformen der Ameisen je nach den Unterfamilien.

Lebensformen	Unterfamilien						
	Cerapachyinae	Dorylinae	Ponerinae	Pseudomyrmecinae	Myrmicinae	Dolichoderinae	Formicinae
Schnell laufende Jaegerameisen der offenen Gelände	—	—	+	+	+	+	+
Wanderameisen	+	+	—	—	+	+	+
Ernteameisen	—	—	—	—	+	—	—
An den Bäumen lebende Ameisen	—	—	+	+	+	+	+
Hypogaeische Ameisen	—	—	+	—	+	—	+
Honigtöpfe	—	—	—	—	—	—	+
Weberameisen (<i>Oecophylla</i>)	—	—	—	—	—	—	+
« Viehzüchter »	—	—	—	—	+	+	+
Pflanzzüchter	—	—	—	—	+	—	—
Sklavenjaeger	—	—	—	—	+	—	+
Sozialparasitische Ameisen	—	—	—	—	+	—	+

Diese Daten zeigen eindeutig, dass die Entwicklung der spezialisierten Lebensformen mit dem Grad der sozusagen « Sozialisierung » indirektem Zusammenhang steht.

- Lilidris* (selten, bis jetzt nur in der Provinz Tucuman gefunden);
b) die Gattung *Solenopsis* (mehrere Arten in verschiedenen Weltteilen; eine der Dominante in der Fauna von Süd Amerika);
c) die im Vergleich mit *Solenopsis* etwas mehr fortgeschrittene freilebenden Ameisen — die Gattung *Bisolenopsis*; — Argentinien;
d) die sozialparasitischen, mit *Solenopsis*-Arten lebenden Ameisengattungen:

Labauchena,

Paranamyra (beide bis jetzt nur in Argentinien gefunden).

Zum Schluss folgen die Angaben über die Verteilung der spezialisierten Lebensformen ja nach den Unterfamilien der Ameisen.

LITERATUR

- BROWN, W.L., 1954 Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family *Formicidae*. *Ins. Sociaux*, 1 (1): 21-31.
MORLEY, B.D.W., 1939 An outline of the Phylogeny of the *Formicidae*. *Bull. Soc. ent. France*, 43: 190-194.
MORLEY, B.D.W., 1939 The phylogeny of the *Ponerinae*. *Ibidem*, 44: 83-88.
MORLEY, B.D.W., 1939 The Phylogeny of the *Cerapachyinae*, *Dorylinae* and *Leptanillinae*. *Ibidem*, 44: 114-119.

Riassunto

La parola evoluzione indica più correttamente lo sviluppo storico della vita.

L'autore contesta all'inizio le possibilità dell'abituale ricostruzione filogenetica perchè i dati necessari sono sempre insufficienti. Invece di ciò, egli porta alcuni esempi di serie di generi in cui la successione di fenomeni evolutivi sembra essere più o meno sicura e offre una idea di alcune importanti tendenze evolutive delle formiche come insetti sociali.

Summary

The word evolution means more correctly the historical development of life. The author impugn in principle the possibility of the habitual phylogenetic reconstructions because the necessary data are always insufficient. Instead of this, he gives some examples of the series of genera, where the succession of evolutive features seems to be more or less sure and offer an idea on some important tendencies of the evolution of the ants as social insects.

Resumen

La palabra evolución se refiere más correctamente al desarrollo histórico de la vida. El autor rechaza en principio la posibilidad de las reconstrucciones filogenéticas de tipo habitual porque los datos necesarios para tales reconstrucciones son siempre insuficientes. En vez de eso él ofrece algunos ejemplos de las series de géneros donde la sucesión evolutiva de los fenómenos reales parece más segura y manifiesta ciertas tendencias de la evolución de las hormigas como insectos sociales.

Zusammenfassung.

Das Wort Evolution bezieht sich eigentlich auf die historische Entwicklung des Lebens. Der Verfasser lehnt die prinzipielle Möglichkeit der eindeutigen phylogenetischen Rekonstruktionen ab, weil die dazu notwendigen tatsächlichen Grundlagen immer mangelhaft sind. Statt dessen gibt er einige Beispiele der begrenzten Gattungsreihen, wo die Nacheinanderfolge der evolutiven Ereignisse auf Grund aller verfügbaren Angaben mehr oder weniger sicher scheint und gewisse Tendenzen der Evolution der Ameisen als soziale Insekten aufweist.

DISCUSSIONE

GÖSSWALD: Ich möchte sagen, dass die sozialen Insekten nicht nur wegen ihres Polimorphismus und Ihrer vielgestaltigen Lebensweise und Umweltsbeziehungen besonders geeignet sind das Problem der Evolution zu Klären, sondern dass auch die Zeit reif ist für die Vertiefung dieser Forschungen. Denn der Biologe kann sich ja heute nicht mehr darauf beschränken, auf seinem engeren Gebiet tätig zu sein; es werden vielfach die modernen Techniken mindestens der Chemie und der Physik herangezogen. Also aus dem Spezialistentum heraus ergibt sich notwendigerweise eine Synthese mit Nachbärsdisziplinen, und so dürfen wir hoffen, dass es hier zu einer universitas literarum wiederkommt aus dem Spezialistentum heraus, und dass wir so in die Lage gesetzt werden, ein einheitliches Bild zu gewinnen. Auf dieser Basis sind unsere Hoffnungen auf die Vertiefung der Kenntnisse.

KUSNEZOV: Ich möchte hinzufügen, dass es notwendig ist und erst heute möglich scheint die Forschung der sozialen Insekten mit der wissenschaftlichen Auffassung des menschlichen sozialen Lebens in Kontakt zu bringen.

Es ist keine Uebertreibung, dass die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen des vor-menschlichen Lebens (Pflanzen, Tiere) und speziell der sozialen Insekten uns die Möglichkeit gibt die allgemeinen Gesetzmässigkeiten der historischen Entwicklung des Lebens zu erklären, und es ist unsere Pflicht, diese allgemeine Gesetzmässigkeiten ausnutzen, wenn es sich um die Anordnung des menschlichen sozialen Lebens handelt.